嗜卷书虱抗气调品系的选育及其适合度研究

王进军，赵志模，李隆术
（西南农业大学植物保护系，农业部昆虫学及害虫控制工程重点实验室，重庆 400716）

摘要：于恒温条件下以人工饲料饲养的嗜卷书虱 *Liposcelis bostrychophila*，在 35% CO_2 和 1% O_2 组配的气调环境中以 50%左右的选择压力处理，以选育其抗气调性。至 30 代获得抗性品系（CA-R），抗性倍数达 5.6 倍，且有继续增强的基因潜能。该抗性品系对气调的抗性不太稳定，在无选择压力的情况下经室内 5 代饲养，抗性衰退了 63.2%。CA-R 品系与敏感品系在无气调选择压力的条件下相比具有一定程度的繁殖不利性；但没有发现 CA-R 品系在生长发育特性上的不利性。以净增殖率来衡量，CA-R 品系相对于敏感品系具有 0.39 的适合度。

关键词：嗜卷书虱；气调抗性；稳定性；生态适合度
中图分类号：Q968.1　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296（2001）01-0067-05

气调（controlled atmosphere）是一种通过人为地改变储藏环境中的气体浓度以达到控制害虫危害的防治措施。基于仓储害虫的抗药性以及药剂本身的残留等问题，目前已有许多国家利用气调技术处理储粮[1]，并且已研究证实气调具有防治害虫危害和保持储粮品质的双重意义[2,3]。但是随之而来的害虫抗气调问题却使人们感到忧虑。Banks 和 Annis 首先提出了仓储害虫对气调产生抗性的可能性[4]。随后 Bond 和 Buckland 研究表明仓储害虫具有对气调产生抗性的基因潜力，正因为如此，谷象 *Sitophilus granarius* 在高 CO_2 环境下筛选了 7 代，抗性提高了 3 倍[5]；此后仓虫对气调的抗性在米象 *S. oryzae*、赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*、腐食酪螨 *Tyrophagus putrescentiae* 等害虫对低氧、高二氧化碳及二者组合的气调选育中得到了证实[6~9]。嗜卷书虱 *Liposcelis bostrychophila* 目前已发展成为气调储粮环境中的害虫优势种群，它的猖獗危害对气调储粮造成了极大的威胁[10]。本研究的目的是通过室内选育，以探明气调抗性的发展情况；通过抗性稳定性（stability）及适合度（fitness）监测，为仓储害虫的气调抗性治理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试昆虫

嗜卷书虱成虫采自重庆普通粮仓。在室内用全麦粉、酵母粉和脱脂奶粉（10:1:1）饲养，饲养条件为 28℃、75%～80% RH，全黑暗。该品系作为敏感性测定和抗气调性选育的原始材料。

基金项目：国家自然科学基金资助项目（39800017）
收稿日期：1998-10-02；接受日期：1998-12-21

1.2 抗气调选育的气体组配

参照 Donahaye[7,8]以及气调粮仓中的气体组配，选用的气体组配为 35% CO_2 和 1% O_2，N_2 作为平衡气体使用。以吴仕源等制作的气体浓度控制仪获得相应的气体组配[11]。

1.3 生物测定

将羽化后 2～5 天的成虫 45 头装入小培养盒中，盖上用 160 目尼龙丝网作成的盒盖，悬挂于 1 000 mL 的广口瓶中，湿度调节至 75%～80%。在 28 ℃下对广口瓶充气，气体流量为 300 mL/min，30 min 后封闭瓶口使试虫暴露于气调环境中。处理一定时间后打开瓶口敞气，48 h 后检查试虫死亡数，以轻触虫体不能产生明显反应者为死亡。依预备试验共设置死亡率在 10%～90% 的 7 个处理时间，每一处理重复 3 次，同时设置自然对照。按机率值分析法计算死亡率（机率值）与处理时间（对数值）之间的回归式和半数致死时间（LT_{50}）。

1.4 抗气调选育方法

采用群体筛选的方法。以种群死亡率维持在 50% 左右的暴露时间处理试虫，存活的试虫作为下一代的虫种继续饲养繁殖，建立嗜卷书虱气调抗性品系（CA-R）。每隔 5 代测定一次 LT_{50}，以比较抗性增长倍数，逐代选育，共进行了 30 代。

1.5 抗性稳定性研究方法

CA-R 品系选育至 25 代后，从该品系中分离出一个亚种群，在自然大气条件下逐代饲养并测定其对气调的敏感性。根据室内饲养后试虫对气调抗性倍数的变化确定其抗性稳定性。

1.6 品系适合度比较

在室内 28 ℃、75%～80%RH 的自然大气条件下，对选育至 30 代的 CA-R 品系和敏感品系（CA-S）进行饲养，逐日观察虫态变化、存活及繁殖情况，组建两品系的实验种群特定年龄繁殖力生命表。以生命表参数净增殖率（R_0）为标准来比较两品系的适合度。

2 结果与分析

2.1 嗜卷书虱抗气调的选育

嗜卷书虱气调抗性的选育结果见表 1。该品系选育至 30 代，气调对该品系的 LT_{50}值由最初的 6.5 h 增加到 36.7 h，抗性倍数达 5.6 倍。从各次生物测试所建回归式的斜率来看，它明显小于敏感基线的斜率值（$P<0.05$），故该品系对低 O_2、高 CO_2 气调抗性增长的潜能仍较大。

2.2 嗜卷书虱对气调抗性的稳定性

嗜卷书虱对气调抗性稳定性结果见表 2。从表 2 看出，CA-R 品系在去除气调选择压力后，前三代（F_{26}、F_{27}、F_{28}）抗性下降较快，抗性倍数由 5.0 降至 2.4。室内饲养至第 4 代（F_{29}），抗性衰退率高达 62.9%；至第 5 代，抗性衰退趋于停滞，但同选育前比较，仍有 1.8 倍的耐性。

2.3 嗜卷书虱抗气调品系的生态适合度

表 3 列出了嗜卷书虱 CA-R 和 CA-S 品系在 28 ℃、75%～80% RH 的自然大气条件下一些重要生物学特性指标。两品系相比较，CA-R 品系的发育历期略长于 CA-S 品系，其中尤以产卵前期更为明显，但其它发育期的差异均未达到显著水平。两品系间世代存活率也无显著性的差异（$P>0.05$）。这说明 CA-R 与 CA-S 品系在生长发育特性方面没有明显差异，但是

CA-R 品系的卵孵化率、每雌平均卵量与 CA-S 品系相比却分别下降了 6.4% 和 44.9%（$P<0.05$），这表明 CA-R 品系存在一定程度的繁殖不利性。

表 1　对嗜卷书虱气调抗性的选育

Table 1　Development of resistance for selected generations of *L*. *bostrychophila* adults to controlled atmosphere

代别 Generation（F_i）	回归式 Regression equation（$y=$）	LT_{50}（h）	抗性系数 Resistance factor（F_i/F_0）
F_0	$-2.1628+8.8104x$	6.50	1.00
F_5	$-0.9598+5.0539x$	15.11	2.32
F_{10}	$-1.5333+4.9205x$	21.27	3.27
F_{15}	$-2.0298+4.9874x$	25.68	3.95
F_{20}	$-3.0241+5.3542x$	31.58	4.85
F_{25}	$-3.6073+5.6931x$	32.50	5.00
F_{30}	$-3.0997+5.1782x$	36.66	5.64

y 为死亡率机率值；x 为处理时间对数值。抗性系数 $=F_i$ 代的 LT_{50}/F_0 代的 LT_{50}（下同）

y. probit-mortality; x. logarithm of exposed time; resistance factor (RF), ratio of LT_{50} values. Same for Table 2

表 2　嗜卷书虱对气调抗性的衰退情况

Table 2　Resistance reduction of *L*. *bostrychophila* to controlled atmosphere

代别 Generation（F_i）	回归式 Regression equation（$y=$）	LT_{50}(h)	抗性系数 RF（F_i/F_0）	抗性衰退率 Reduction（%）
F_{25}	$-3.6073+5.6931x$	32.50	5.00	–
F_{26}	$-2.5227+5.5201x$	23.06	3.55	29.00
F_{27}	$-1.7017+5.2715x$	18.72	2.88	42.40
F_{28}	$-0.9028+4.9712x$	15.40	2.37	52.60
F_{29}	$-0.4851+5.0749x$	12.05	1.85	63.00
F_{30}	$-0.5004+5.1015x$	11.97	1.84	63.20

表 3　嗜卷书虱 CA-R 品系和 CA-S 品系生长发育与繁殖特征比较

Table 3　Comparison of development and reproduction between CA-R and CA-S

生物学特征　Biological indexes	CA-S	CA-R
卵期(天)　egg duration (d)	8.54 ± 0.35	8.97 ± 0.95
若虫期(天)　nymphal duration (d)	14.78 ± 0.96	13.78 ± 1.02
产卵前期(天)　duration of pre-oviposition (d)	3.58 ± 0.31 a	5.03 ± 0.92 b
卵孵化率　hatching percentage (%)	90.15 ± 3.24 a	84.38 ± 6.11 b
世代存活率　generation survival rate (%)	81.15 ± 2.03	76.17 ± 4.02
每雌产卵量(粒)　number of eggs laid per female	74.87 ± 5.10 a	41.29 ± 10.12 b
产卵历期(天)　duration of oviposition (d)	83.56 ± 6.07 a	73.21 ± 13.05 b

表中数据是平均值 ± 标准差，数据后有不同字母表示两品系间差异显著（$P\leqslant 0.05$）

Values in the table are means ± *SD* and those followed by different letters differ significantly ($P\leqslant 0.05$) between the strain sensitive to CA (CA-S) and that resistant to CA (CA-R)

通过组建两品系实验种群繁殖力生命表，计算出了两品系的几个重要生命参数。就增长率而言，嗜卷书虱 CA-R 和 CA-S 品系的净增殖率（R_0）分别为 19.56 和 49.87，内禀增长率

（r_m）分别为0.0646和0.0862，CA-R品系均显著低于CA-S品系；相应地，CA-R品系的种群加倍时间（10.73天）明显长于CA-S品系（8.04天）。以净增殖率（R_0）为指标来衡量，则CA-R品系相对于CA-S品系而言，只有0.39的适合度。

3 讨论

Donahaye认为，气调实际上是一种不利于仓储害虫（螨）生活的气体环境。任何生物对不良环境都有一定的忍耐力和抵抗力，同样，仓储害虫（螨）也会在长期的气调胁迫下不可避免地产生某种适应性，即由耐性发展为抗性[12]。仓储害虫对气调的抗性与实验室对溴甲烷的抗性有许多相似之处，本质上均是受多因子影响的，且成虫期获得的抗性能够传递到其它虫期[13,14]。结合本研究对嗜卷书虱抗气调的选育结果，作者认为仓储害虫对气调抗性的发展速率虽远不及大田农作物害虫对杀虫剂抗性的发展速率，但气调抗性的增强仍是相当明显的。鉴于目前储藏物中可供选择的药剂品种单一，气调作为唯一有可能替代化学药剂的处理措施，害虫抗气调性的发展情况仍应予以高度警惕。

Georghiou在研究害虫抗药性时指出，在实验室内人工饲养条件下去除选择压力后，抗性衰退的速度快慢主要是由抗性种群中抗性基因的纯合程度、显隐性和抗性基因的相对适合度决定的[15,16]。从嗜卷书虱气调抗性的发展情况来看，该品系仍具有对气调抗性增强的基因潜力，这说明该品系还未纯化，仍存在一部分杂合子，因而在去除选择压力后抗性衰退。Donahaye在研究赤拟谷盗气调抗性时也证明了这一点[7,8]。

当人工选择生物体某一性状时，选择出的个体在生态环境中常常表现出适合度较低，这是整个生物界的共性。这意味着一旦人为的选择动因消失，野生型将要淘汰选择系，因而使得群体中选择系发生的频率较低。适合度是以生存和繁殖成功为根本的。本研究结果表明，嗜卷书虱气调抗性品系与敏感品系相比虽在生长发育特性上无明显差异，但抗性品系在无气调选择压力下存在着繁殖不利性，即适合度缺陷，却是抗性品系抗性衰退的重要原因之一。本研究的结果表明嗜卷书虱抗气调品系的抗性不稳定性及适合度缺陷，对于仓虫抗气调性的综合治理是有利的，至少从理论上说明气调处理与其它处理适时轮换作为仓虫气调抗性的治理策略之一是可行的。仓虫抗气调的研究在我国才刚刚起步，在国外研究也不太深入，而仓储害虫的抗性又在不断加强，因此尚值得深入该领域的研究。

致谢　承英国伦敦大学的Bryan Turner博士对本研究提出了许多宝贵意见，特致谢忱。

参考文献（References）

[1] Bond E J. Current scope and usage of fumigation and controlled atmospheres for pest control in stored products. In: Fumigation and Controlled Atmosphere Storage of Grain. Proc. Int. Conf.（Singapore，1989），ACIAR Proc. 1990，25：29～37

[2] Banks H J. Effects of controlled atmosphere storage on grain quality：a review. Food Technology in Australia，1981，33（7）：335～340

[3] Jay E G，D'Orazio R. Progress in the use of controlled atmosphere in actual field situations in the United States. In：Ripp B E *et al*. eds. Controlled Atmosphere and Grain Storages. Elsevier，Amsterdam. 1984. 3～13

[4]　Banks H J，Annis P C. Suggested procedures for controlled atmosphere storage of dry grain. CSIRO. Div. Entomol. Tech. Paper，Canberra，Australia. 1977，No. 13

[5]　Bond E J，Buckland C T. Development of resistance to carbon dioxide in the grain weevil. J. Econ. Entomol.，1979，72：770～771

[6]　Navarro S，Dias R E. Induced tolerance of *Sitophilus oryzea* adults to carbon dioxide. J. Stored Prod. Res.，1985，21：207～213

[7]　Donahaye E. Laboratory selection of resistance by the red flour beetle，*Tribolium castaneum*（Herbst），to an atmosphere of low oxygen concentration. Phytoparasitica，1990，18（3）：189～202

[8]　Donahaye E. Laboratory selection of resistance by the red flour beetle，*Tribolium castaneum*（Herbst），to a carbon dioxide-enriched atmosphere. Phytoparasitica，1990，18（4）：299～308

[9]　赵志模，张肖薇. 腐食酪螨对低氧高二氧化碳的抗性. 蛛形学报，1993，2（2）：126～128

[10]　王进军，赵志模，郭依泉等. 不同温度下气调对嗜虫书虱急性致死作用的研究. 西南农业学报，1994，7（1）：70～74

[11]　吴仕源，曾 正，邓永学等. 气体浓度控制仪的制作及使用. 西南农业大学学报，1992，14（2）：147～150

[12]　Donahaye E. The potential for stored-product insect to develop resistance to modified atmospheres. In：Fleurat-Lessard F，Pucom P eds. Proc. 5th Int. Work. Conf. Stored-products Protection，Bordeaux，France，1990. 989～996

[13]　Donahaye E. Physiological differences between strains of *Tribolium castaneum* selected for resistance to hypoxia and hypercarbia，and the unselected strain. Physiol. Entomol.，1992，（17）：219～229

[14]　Donahaye E，Zalach Z，Rindner M. Comparison of the sensitivity of the development stages of three strains of the red flour beetle（Coleoptera：Tenebrionidae）to modified atmospheres. J. Econ. Entomol.，1992，85（4）：1 450～1 452

[15]　Georghiou G P. The stability of resistance to carbonate insecticides in the housefly after cessation of selection pressure. Bull. WHO. 1964，30：85～90

[16]　Georghiou G P. The evolution of resistance to pesticides. Ann. Rev. Eco. Syst.，1972，3：133～168

Studies on the resistance of *Liposcelis bostrychophila* to controlled atmosphere and its ecological fitness

WANG Jin-jun，ZHAO Zhi-mo，LI Long-shu

（Department of Plant Protection，Southwest Agricultural University and Key Laboratory of Entomology and Pests Control Engineering，Ministry of Agriculture，Chongqing　400716，China）

Abstract：Adult population of the psocid，*Liposcelis bostrychophila*，was reared with the artificial diet and exposed to the controlled atmosphere（CA）containing 35% CO_2，1% O_2 and 64% N_2 at 28℃ for 30 successive generations in order to select a strain resistant to the controlled atmosphere（CA-R）. Based on LT_{50} values，the resistance factor（RF）had increased 5.6-folds at 30th generation and it seemed to have the potential of further development. Removal of selection pressure revealed that the resistance of CA-R was unstable and RF decreased by 63.2% after 5 successive generations. The effect of CA resistance on ecological fitness in the psocid was evaluated under CA-free condition. The results showed that the CA-R strain had no unfavorableness in development but obvious disadvantage in reproduction with a fitness value of only 0.39 relative to that of the strain sensitive to CA in terms of net reproductive rate（R_0）.

Key words：*Liposcelis bostrychophila*；controlled atmosphere；resistance；stability；ecological fitness